Spitzenberger F. Die Weibzahnspitzmäuse (Crocidurinae) Österreichs. Mammalia austriaca 8 (Mammalia, Insectivora) // Mitt. Abt. Zool. Landesmus. Joanneum.— 1987.— 35.— S. 1—40.
Vlasak P. The biology of reproduction and post-natal development of Crocidura suaveolens Pallas, 1811 under laboratory conditions // Acta Univ. Carol. Biol.— 1972 (1970).— N 3.— P. 207—292.
Zima J., Kral B. Karyotypes of Europea Mammals // Přirodověd. pr. Ústavu ČSAV, Brno.— 1984.— 18, N 8.— P. 1—62.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР (Киев)

Получено 10.05.89

УДК 599.742.1:591.471.44

Л. С. Шевченко, Б. Э. Борисовец

ВНУТРИВИДОВАЯ СТРУКТУРА ХИЩНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР (С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ МНОГОМЕРНОГО АНАЛИЗА)

СООБЩЕНИЕ 2. ЛИСИЦА ОБЫКНОВЕННАЯ

Внутривидовая структура *V. vulpes* разработана недостаточно, что обусловлено сложной географической изменчивостью ее морфологических признаков. В частности, не ясен таксономический статус некоторых географических форм лисиц европейской части ареала. Не решен вопрос и о взаимоотношении *V. v. crucigera* (типовая местность: Тюрингия, ГДР) и *V. v. vulpes* (типовая местность: Упсала, Швеция). Некоторые авторы (Miller, 1912; Ellerman, Morrison-Scott, 1966) ограничивают ареал номинативной формы лишь Скандинавией; для остальной части европейского ареала, в том числе северной и средней полосы России, авторы указывают подвид *V. v. crucigera*.

С. И. Огнев (1931) провизорно относит среднерусскую лисицу к среднеевропейской форме, однако оставляет за первой все же неопределенное название «V. vulpes subspec.». Северную лисицу, по мнению автора более крупную, он считает номинативной формой, отмечая при этом, что отношение типичной *V. v. crucigera* к *V. v. vulpes* требует специального изучения.

В. Г. Гептнер и соавторы (1967) не видят существенных различий между лисицами северных и центральных областей СССР. По мнению авторов, все они относятся к номинативной форме. Однако и они указывают на неясность взаимоотношения типичной *V. v. crucigera* и *V. v. vulpes*. M. и W. Stubbe (1977) выражают сомнение в существовании морфологических различий лисиц с территории Германии и Скандинавии. Они предполагают, что *V. v. crucigera* является синонимом номинативной формы, и что только отсутствие серийного материала не позволяет высказаться более определенно.

По последней систематической схеме, принятой В. Г. Гептнером и др. (1967), в европейской части СССР встречается 5 подвидов лисицы: номинативный среднерусский *V. v. vulpes* (северные и центральные области до Лесостепи), светлый, *V. v. diluta* Ognev, 1927 (лесостепная зона); степной, *V. v. stepensis* Ognev, 1924 (степная зона); горнокрымский, *V. v. krymeamontana* Brauner, 1914 (Горный Крым) и северокавказский, *V. v. caucasica* Dinnik, 1914 (Северный Кавказ). Все перечисленные подвиды считаются достаточно обособленными, за исключением горнокрымского. По мнению В. Г. Гептнера и др. (1967), указанные Браунером и принятые Огневым диагностические признаки последнего несостоятельны, а потому выделение формы в самостоятельный подвид не может считаться обоснованным.

Еще более сомнительным представляется таксономический статус *V. v. diluta* и *V. v. stepensis*. Дифференциация этих форм базировалась преимущественно на особенностях окраски (точнее — ее оттенков) и лишь для степной лисицы автор описания в качестве дополнительного диагностического признака указывает на ее меньшие размеры. Следует отметить, что при описании указанных подвидов был использован сравнительно небольшой материал. Поскольку индивидуальная изменчивость окраски и размеров тела у лисиц весьма значительна, элементы субъективизма в таксономических решениях не могут быть исключены.

А. П. Зубко (1940), проанализировав крупную серию черепов и шкур лисиц Нижнего Днепра (Черноморский заповедник), пришел к заключению о том, что они по своим морфологическим характеристикам ничем не отличаются от лесостепных лисиц Полтавщины, и что в степной зоне Украины наряду со степной лисицей обитает и светлая, *V. v. diluta*.

Морфологическая обособленность северокавказского подвида лисицы вполне очевидна. Выборка из этой популяции взята нами в качестве контрольной при проведении межпопуляционного анализа. К тому же данные по краниометрии этой формы отсутствуют.

Настоящая работа является второй частью наших исследований по внутривидовой структуре *V. vulpes* (см. Шевченко, 1987). Для большей убедительности выявленных краниологических различий отдельных географических форм мы сочли необходимым дополнительно применить многомерный метод математической статистики первичных данных. Он имеет преимущество перед одномерным анализом, поскольку позволяет более объективно оценить межпопуляционные особенности одновременно по комплексу признаков.

Кроме краниологического анализа в данной работе рассматриваются экстерьерные признаки и окраска лисиц из различных частей ареала. Без учета этих признаков морфологический анализ будет неполным.

Материал и методика. Исходный материал, использованный в данной работе, нами указан (Шевченко, 1987). Черепа лисиц с территории ГДР (25 экз.) присланы д-ром Р. Ангерман (R. Angermann, Zoologisches Museum an der Humboldt Universität zu Berlin). Материал из Чехословакии (56 черепов) обработан в музее Института систематической и экологической биологии АН ЧСФР (Брно). Всего в работе использовано 1066 черепов и 1119 шкур лисиц. Кроме коллекционных сборов, просматривались шкуры на Киевской, Харьковской и Одесской пушно-меховых базах. Шкуры лисиц из Скандинавии (4 экз.) были присланы на обработку д-ром Иенсеном (J. W. Jensen, University of Trondheim, Norway); 8 экз. были описаны при посещении нами указанного музея.

Обозначения используемых выборок, принцип их разбивки, техника снятия промеров и их обозначения приводятся в предшествующей работе (Шевченко, 1987).

Для обработки краниометрической информации привлечены методы анализа данных, пригодные для одновременного изучения большого числа признаков и объектов. Чтобы оценить различие совокупности особей сразу по комплексу характеристик использовано расстояние Махаланобиса (1). Проецирование объектов из пространства большей в пространство меньшей размерности выполнено на основе соотношений (Фукунага, 1979) (2): $(S_в—\lambda iS_w)\cdot li=0$, неизвестные собственные числа λ ищутся как решения характеристического многочлена $(S_в—\lambda S_w)=0$, а векторы li — оси искомого пространства.

Для разделения выборок и оценки участия признаков в этом разделении использован аппарат линейных дискриминантных функций (Рао, 1988) и алгоритм выбора оптимальной комбинации характеристик (Родионов, 1981). Кроме указанных методов, использован факторный анализ. Формулы здесь не приводятся, их можно найти в руководствах по стандартной технике факторного анализа (Лоули, Масквелл 1967; Харман, 1972; Браверман, Мучник, 1983 и др.). Укажем только, что для первоначального извлечения факторов использован метод максимального правдоподобия. Общности оценивались квадратом множественной корреляции, а вращение осуществлено на основе варимакс-критерия.

Краниометрический анализ. Для нахождения и анализа основных аспектов изменчивости краниометрических показателей лисиц нами использован факторный анализ. Кратко суть данного подхода может быть выражена в следующем. По определенным правилам конструируются новые, непосредственно не измеряемые принзаки (они-то и называются факторами), которые являются линейными комбинациями исходных параметров объекта. Факторы извлекаются таким образом, чтобы учитывалась максимально возможная доля изменчивости исследуемой совокупности объектов. Вследствие этого, факторы в большинстве случаев обладают большей информационной ценностью, чем отдельно взятые

Таблица 1. Матрица факторных нагрузок

Признак	Самки				Самцы			
	Факторы				Факторы			
	1	2	3	4	1	2	3	4
1	0,853	0,0	0,0	0,0	0,859	0,0	0,0	0,0
3	0,850	0,0	0,0	0,0	0,832	0,0	0,0	0,0
2	0,840	0,0	0,0	0,0	0,866	0,0	0,0	0,0
17	0,830	0,0	0,0	0,0	0,781	0,0	0,0	0,0
19	0,797	0,0	0,0	0,0	0,738	0,0	0,0	0,0
7	0,789	0,0	0,0	0,0	0,814	0,0	0,0	0,0
15	0,783	0,0	0,0	0,0	0,791	0,0	0,0	0,0
4	0,776	0,0	0,0	0,0	0,722	0,0	0,0	0,0
6	0,741	0,0	0,0	0,0	0,685	0,0	0,0	0,0
18	0,718	0,0	0,0	0,0	0,751	0,0	0,0	0,0
16	0,562	0,0	0,0	0,0	0,591	0,0	0,0	0,0
5	0,508	0,0	0,0	0,0	0,642	0,0	0,0	0,0
13	0,0	0,725	0,0	0,0	0,0	0,655	0,0	0,0
22	0,343	0,701	0,0	0,0	0,0	0,766	0,0	0,0
14	0,0	0,545	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
9	0,0	0,0	0,697	0,0	0,0	0,0	0,611	0,0
8	0,0	0,0	0,673	0,0	0,0	0,0	0,642	0,0
28	0,0	0,0	0,575	0,0	0,0	0,0	0,552	0,0
11	0,0	0,0	0,0	0,688	0,0	0,0	0,0	0,737
27	0,0	0,0	0,0	0,684	0,0	0,0	0,0	0,693
12	0,0	0,0	0,0	0,535	0,0	0,0	0,0	0,557
21	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
23	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
24	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
25	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
26	0,0	0,480	0,0	0,0	0,0	0,457	0,0	0,0
20	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
10	0,0	0,0	0,471	0,0	0,452	0,0	0,541	0,0
Процент суммарной дисперсии	29,90	12,93	10,24	6,95	30,11	11,69	9,66	6,86

Примечание. 1 — длина кондилобазальная; 2 — общая; 3 — основная; 4 — лицевого отдела; 5 — мозгового; 6 — носовых костей; 7 — твердого неба; 8 — ширина рострума; 9 — в области P^4; 10 — скуловая; 11 — межглазничная; 12 — заглазничная; 13 — мастоидная; 14 — мозговой капсулы; 15 — длина нижней челюсти; 16 — ее высота; 17 — длина верхнего зубного ряда; 18 — то же от P^2; 19 — длина нижнего зубного ряда; 21 — ширина клыка; 20 — длина P^4; 22 — ширина между слуховыми отверстиями; 23 — ширина хоан; 24 — длина слуховой капсулы; 25 — ее ширина; 26 — высота черепа; 27 — ширина надзглазничных отростков; 28 — ширина между подглазничными отверстиями.

промеры. Последнее позволяет для адекватного описания объектов использовать значительно меньшее число параметров (факторов). Первоначально мы предполагаем использовать факторный анализ только для снижения размерности, упрощения описания черепов лисиц и, следовательно, облегчения дальнейшего анализа.

Проведённое нами сравнение самцов и самок лисиц с помощью дискриминантного анализа (Рао, 1968) выявило значительные различия полов про промерам черепа. Поэтому, чтобы исключить влияние дополнительного источника изменчивости (половой диморфизм), мало интересующего нас в данной работе, факторный анализ выполнен раздельно для самцов и самок (табл. 1).

Для облегчения интерпретации нагрузки меньше 0,250 заменены нулями. Первый фактор, полученный по выборке самок, весьма тесно связан со всеми продольными измерениями черепа, а также с высотой нижней челюсти (признак 16). Наибольшие же нагрузки (т. е. степень изменчивости) имеют кондилобазальная, основная и общая длины (признаки 1, 3, 2), длина верхнего и нижнего зубных рядов (17, 19), небной

кости (7) и нижней челюсти (15). Мы полагаем, что данный фактор описывает размеры черепа в длину. Второй фактор, учитывающий около тринадцати процентов общей изменчивости, представлен связкой из четырех параметров — мастоидная ширина (13), ширина в области слуховых отверстий (22), ширина мозговой капсулы (14) и высота черепа (26). Следовательно, можно предположить, что фактор номер два характеризует объем черепной коробки. Третий фактор (10,21 % изменчивости) можно интерпретировать как поперечные размеры рострума, поскольку наибольшие нагрузки имеют следующие характеристики: ширина в области P^4 (9), ширина рострума (8), ширина в области подглазничных отверстий (28), а также (в меньшей степени) скуловая ширина (10). И, наконец, последний интерпретируемый нами фактор определяется размерами области между глазницами. Он наиболее тесно связан с межглазничной шириной (11), расстоянием между надглазничными отростками (27) и заглазничной шириной (12).

Факторы, полученные при изучении самцов, практически полностью совпадают с описанными выше. Это позволяет дать им такую же интерпретацию. Данное совпадение позволяет предположить, что с помощью факторного анализа удалось вычленить основные составляющие вариабельности черепа лисиц, описывающие в совокупности около 60 % его изменчивости.

С целью проверки устойчивости представленных в табл. 1 результатов мы провели ряд экспериментов. Во-первых, факторизации были подвергнуты различные подмножества исходной совокупности данных. Кроме того, для первоначального извлечения факторов использованы различные подходы — метод главных компонент, итерационный метод главных факторов, метод максимального правдоподобия и др. Способ извлечения в данном случае оказался мало влияющим на конечные результаты. Факторы, полученные разными методами на одних и тех же наборах данных, практически не отличались друг от друга. Факторы, полученные по разным совокупностям объектов, тоже хорошо совпадают с выше описанными (табл. 1). Следовательно, можно заключить, что факторы, отражающие аспекты изменчивости черепа, являются достаточно устойчивыми и пригодными для последующего анализа.

В дальнейшем рассмотрение картины географической изменчивости краниометрических признаков проводятся не в терминах 28 исходных промеров, а на основе четырех найденных факторов: 1 — продольные размеры черепа; 2 — объем черепной коробки; 3 — ширина лицевого отдела; 4 — ширина черепа в области глазниц.

Обратимся к распределению изучаемых объектов (черепов) в пространстве факторов. Были просмотрены все возможные плоские проекции четырехмерного пространства факторов (всего 12 рисунков). Из-за невозможности представить в данной работе рисунки этих проекций, ограничимся их описанием. Примечательной чертой распределения самцов и самок является отсутствие достаточно представительных по числу особей и хорошо обособленных друг от друга совокупностей (кластеров). Все включенные в анализ объекты образуют сравнительно плотное облако. Это свидетельствует о достаточном консерватизме черепных признаков у лисиц.

Однако более тщательный анализ показал, что отдельные выборки отличаются друг от друга по значениям факторов. Представляющие их особи концентрируются в определенных областях факторного пространства, сдвигаясь к краям или центру общего облака объектов.

На рис. 1 представлены гистограммы фактора 1, построенные для самок. Самое правое положение на гистрограмме занимает выборка из Швеции. Особи из Горного Крыма смещены влево. Это означает, что для шведской популяции характерны наиболее крупные продольные размеры черепа, а для горнокрымской — наиболее мелкие. Остальные выборки занимают промежуточное положение между двумя популяциями.

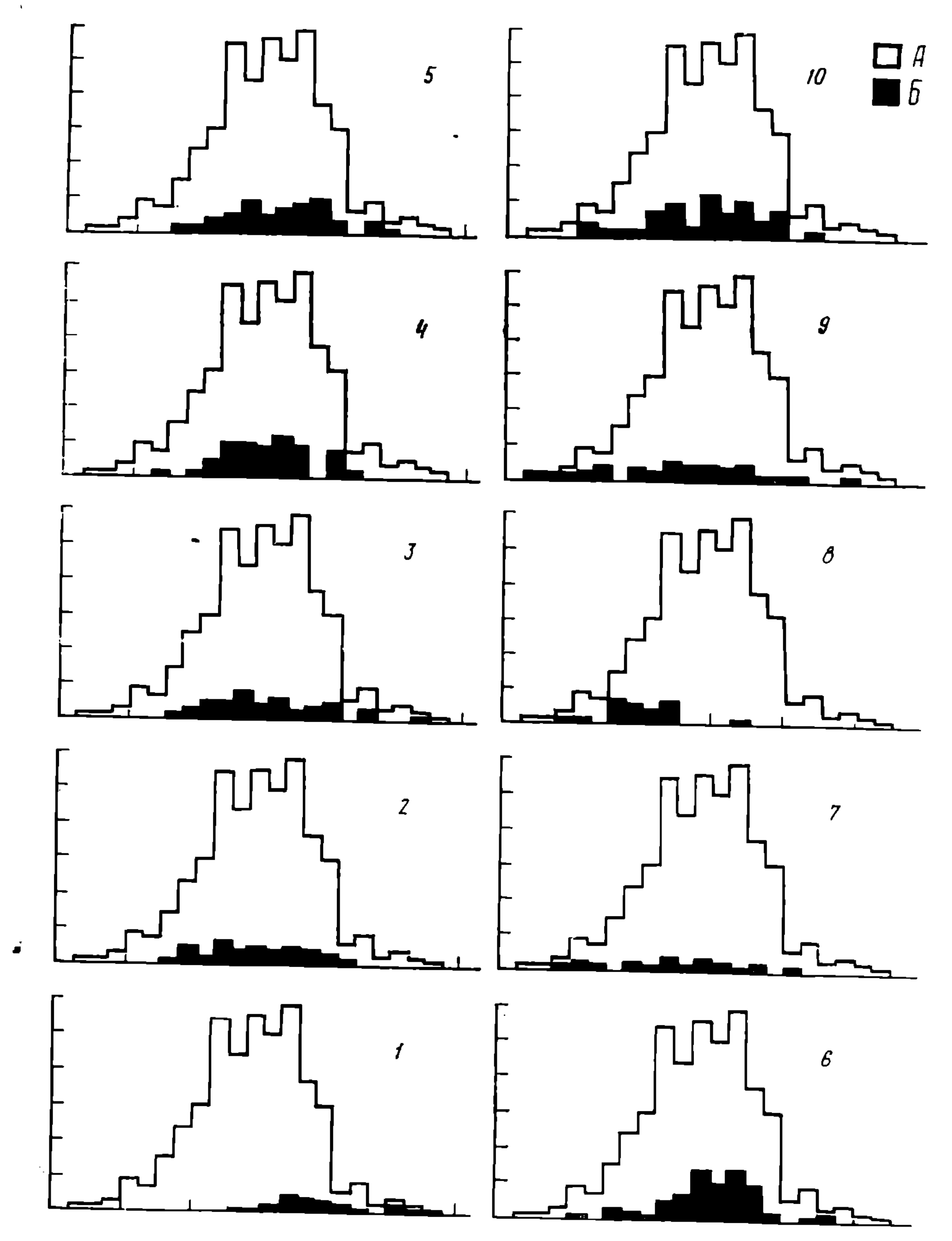


Рис. 1. Распределение продольного размера черепа (ось абсцисс — фактор 1; ось ординат — число особей):

А — объединенная выборка; *Б* — особи отдельных выборок; *1* — Швеция; *2* — северные области; *3* — центральные области европейской части СССР; *4* — Полесье (украинское); *5* — Лесостепь; *6* — Степь; *7* — Карпаты; *8* — Горный Крым; *9* — Северный Кавказ; *10* — Одесская обл.

При одномерном распределении самцов и самок по каждому из 4 факторов была получена следующая картина. По фактору 2 большая часть выборок находится примерно в центре общей гистограммы, а их средние близки к средней для всех самок. Несколько меньший объем мозговой капсулы у карпатских и кавказских лисиц, а наименьший — у горнокрымских самок. Самые крупные поперечные размеры рострума (фактор 3) демонтрируют особи из Швеции, самые мелкие — из Крыма. К первым по данному показателю ближе стоят лисицы из центральных

областей страны, к последним — особи из Карпат, Полесья и Лесостепи.

Гистограммы факторов, построенные по выборкам самцов, указывают на то, что особи из Швеции характеризуются наибольшими значениями по факторам 1 и 3. Самцы лисиц из Горного Крыма — самые мелкие по факторам 1 и 2 и средние по фактору 3.

Более полное представление о совместной изменчивости факторов и об отношениях между выборками дают двумерные проекции, на которых изображены только особи отдельных проб. Одна из таких проекций дана на рис. 2 (проанализировано по 60 рисунков для самцов и самок). Анализ двумерных и одномерных распределений факторов показывает, что результаты сопоставления выборок для самцов и самок совпадают не всегда. По анализируемым показателям наиболее четко отличаются от всех остальных лисицы из Швеции и Горного Крыма.

Поскольку визуальный анализ одномерных и двумерных распределений факторов не позволяет учесть всех деталей взаимоотношения совокупности особей, решено было использовать методы оценки многомерных объектов. При этом в качестве объектов выступали отдельные черепа и их совокупности, в качестве признаков — четыре фактора.

Для решения поставленных задач важно изучить взаимное расположение центров выборок в четырехмерном факторном пространстве. Для этого были проанализированы одномерные и двумерные распределения факторов (рис. 1, 2, 3). Получить представление о положении сразу всех 10 центров можно, спроецировав четырехмерное пространство на плоскость с помощью соотношения (2). Результаты представлены на рис. 3, 4. Чтобы оценить различие совокупностей особей одновременно по всем факторам, используем расстояние Махаланобиса (1). Величина этого показателя для каждой пары выборок дана в табл. 2.

Проведем совместный анализ табл. 2 и рис. 3; 4. Наибольшие различия со всеми остальными пробами демонстрируют выборки горного

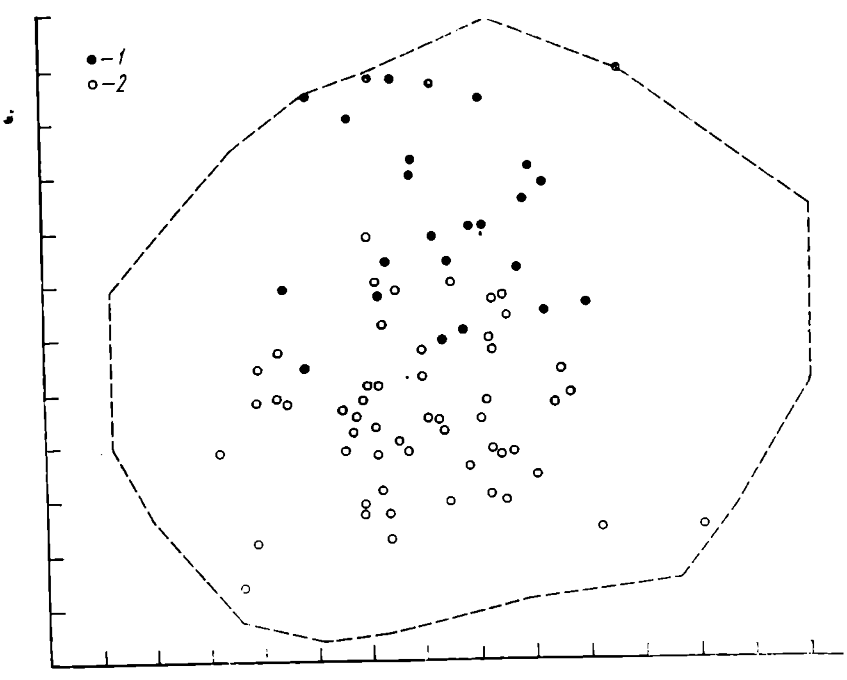


Рис. 2. Положение отдельных выборок внутри общего облака точек в пространстве факторов (ось абсцисс — фактор 2; ось ординат — фактор 3. Штриховой линией оконтурены границы облака рассеивания объединенной выборки самцов):
1 — самцы из Швеции; 2 — самцы с Северного Кавказа.

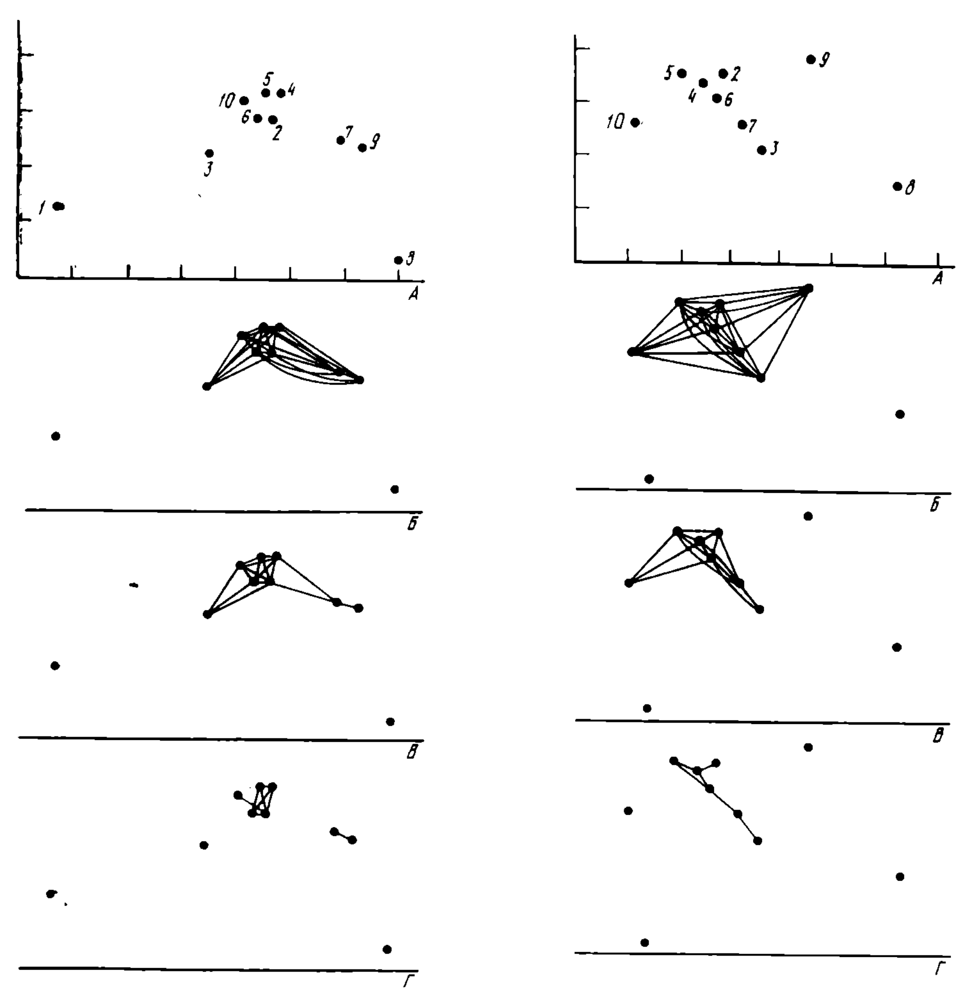


Рис. 3. Распределение центров выборок самок в пространстве канонических переменных (А) и наложение графов уровня на это распределение (Б — уровень 1,15; В — уровень 0,8; Г — уровень 0,5).

Рис. 4. Распределение центров выборок самцов в пространстве канонических переменных и графы уровня (обозначения как на рис. 3).

Крыма и Швеции. Для них характерны самые высокие значения показателя (1), на рис. 3, 4 они занимают крайнее положение и наиболее удалены от основной группы точек. Отметим также, что центры выборок самцов (рис. 4) распределены менее компактно, чем таковые самок. Это свидетельствует о большей изменчивости черепных признаков самцов.

Использование для анализа данных табл. 2 — «графы уровня» позволило выбрать три таких уровня — 1,15; 0,8; 0,5. Наибольший из этих порогов объединяет все выборки, кроме Швеции и Горного Крыма, в одну группу. Следовательно, по отношению к лисицам этих двух регионов, особи остальных рассматриваемых регионов выступают как единое целое. Более низкие пороги позволяют проследить отношения сходства внутри этой большой группы популяций (рис. 3, 4). Наиболее тесное сходство друг с другом проявляют лисицы лесной, лесостепной и степной зон Украины (для каждой из которых был описан ранее свой подвид). К ним примыкает выборка из северных областей, Одесской обл. (специально выделенная нами из общей выборки степной зоны), на несколько большем удалении — остальные. Структуры сходства для самцов и

Таблица 2. Матрица расстояния Махаланобиса

Выборка	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	—	2,073	1,513	1,843	1,964	1,718	1,634	2,292	2,494	1,443
2	2,183	—	0,859	0,408	0,629	0,596	0,553	1,978	0,911	0,946
3	1,601	0,691	—	0,856	1,098	0,687	0,328	1,309	1,118	1,115
4	2,337	0,375	0,986	—	0,297	0,389	0,541	2,054	1,008	0,666
5	2,185	0,464	0,936	0,218	—	0,493	0,797	2,260	1,105	0,716
6	2,068	0,473	0,793	0,360	0,281	—	0,436	1,875	1,055	0,757
7	2,685	0,676	1,230	0,739	0,868	0,877	—	1,579	0,990	0,897
8	3,154	1,774	1,972	1,906	1,983	1,865	1,257	—	1,620	2,407
9	2,821	0,893	1,436	0,896	0,998	1,019	0,255	1,174	—	1,657
10	2,121	0,399	0,710	0,629	0,679	0,759	1,005	2,104	1,224	—

Примечание. Верхний треугольник — самцы, нижний треугольник — самки. Обозначения выборок в подписи к рис. 1

самок совпадают не полностью. Так, на самом низком уровне различия (0,5) объединяются самки Карпат и Кавказа, что же касается самцов последнего, то они достаточно четко обособлены от всех регионов.

Обобщенное расстояние Махаланобиса (1) позволяет оценить различие между объектами сразу по комплексу признаков, но не дает представления о структуре различий, что является основным при рассмотрении картины географической изменчивости морфологических признаков. Ответ на это дают формулы линейных дискриминантных функций (Рао, 1983).

Лисицы Горного Крыма отличаются от всех остальных по значениям факторов 1, 2 и более узким рострумом. Пару выборок Горный Крым — Кавказ разделяют факторы 3, 1, 4, 2 (в порядке уменьшения значимости). Лисицы Швеции отличаются от особей северных и центральных областей европейской части страны, в первую очередь, по продольным размерам черепа и поперечным размерам ровструма, в меньшей степени — по объему черепной коробки и величине области между глазницами. От всех остальных проб шведскую популяцию отделяют факторы 3, 1, 4, 2. Ведущими факторами во всех случаях остаются 3 и 1, но порядок их значимости меняется. Особи Горного Крыма и Кавказа отличаются от всех равнинных по факторам 1, 2, 4 и 3.

Оценка значимости разделяющих факторов у самцов и самок варьирует, что отражает собой сложную картину половой географической изменчивости, которая характерна не только для лисиц.

Результаты многомерного анализа черепных признаков лисиц показали, что из общего числа анализируемых популяций наиболее четко выделяются только шведская, горнокрымская и, в меньшей мере, кавказская. Номинативная форма самая крупночерепная, с относительно широким рострумом и узкой межглазничной областью. Горнокрымская — самая мелкочерепная, с относительно небольшой мозговой капсулой, узким рострумом и широким межглазничным перехватом. Благодаря этому лисицы из Горного Крыма кажутся мелкоголовыми, с заостренной мордой. Впервые на особенности строения головы лисиц данной популяции указал А. А. Браунер (1914).

Все популяции равнинных регионов европейской части страны образуют достаточно морфологически однородную группу, хотя и не лишенную некоторых межпопуляционных различий. Близки к этой группе и лисицы (особенно самцы) из Карпат, но различия между ними все же больше, чем внутри центральной группы популяций. Это позволяет считать карпатских лисиц как отдельную расу того же подвида, что и равнинных.

Результаты анализов многомерного и по критерию Стьюдента (Шевченко, 1987) в целом совпадают между собой, что свидетельствует о пра-

Таблица 3. Масса тела (кг) и экстерьерные показатели лисиц (мм) из различных частей ареала (самцы)

Показатель	n	Lim.	M	±m	n	Lim.	M	±m
		Швеция				ЧСФР (Чехия и Моравия)		
Масса тела	—	—	—	—	137	4,0—8,5	6,0	0,2
Длина тела	15	611,0—751,0	690,00	9,70	120	521,0—945,0	704,6	15,0
Длина хвоста	15	394,0—512,0	443,80	8,90	135	303,0—500,0	397,9	5,8
Длина стопы	15	163,0—185,0	172,10	1,90	140	120,0—180,0	157,3	1,0
Длина уха	15	94,0—110,0	97,60	1,00	139	60,0—140,0	93,4	3,2
		Центр европейской части СССР				Полесье		
Масса тела	12	4,5—6,3	5,29	0,17	63	4,1—7,2	5,83	0,13
Длина тела	14	620,0—895,0	767,14	27,52	65	640,0—840,0	732,55	5,53
Длина хвоста	16	365,0—435,0	398,44	5,98	63	350,0—480,0	409,25	4,18
Длина стопы	15	145,0—183,0	163,23	9,15	63	146,0—185,0	162,46	1,21
Длина уха	8	60,0—96,0	80,88	3,16	62	75,0—120,0	95,27	9,60
		Лесостепь				Степь		
Масса тела	32	3,2—7,7	5,80	0,15	61	3,9—7,0	5,64	0,11
Длина тела	38	600,0—850,0	722,53	9,62	70	420,0—860,0	694,53	7,89
Длина хвоста	38	320,0—440,0	396,89	5,47	69	179,0—500,0	420,39	5,47
Длина стопы	38	134,0—170,0	162,02	2,01	49	105,0—184,0	160,29	1,72
Длина уха	37	60,0—100,0	91,38	1,71	60	56,0—115,0	96,35	1,14
		Горный Крым				Карпаты		
Масса тела	4	4,1—5,2	4,60	0,45	11	4,8—6,8	5,63	0,19
Длина тела	8	535,0—780,0	660,00	24,77	11	720,0—840,0	767,73	11,93
Длина хвоста	8	324,0—440,0	408,86	13,07	11	400,0—460,0	426,82	4,92
Длина стопы	6	135,0—160,0	148,00	3,72	11	165,0—178,0	170,91	1,69
Длина уха	5	67,0—107,0	88,20	6,62	11	990,0—115,0	102,27	2,31

вомочности использования их обоих в таксономических исследованиях данного вида.

Выяснение систематического положения лисиц европейской части СССР невозможно без решения вопроса об их отношении к западно- и центральноевропейским популяциям, а последних — к номинативной форме. С этой целью был проанализирован материал с территории ГДР и ЧСФР (Словакии и Чехии).

Результаты корреляционного анализа черепных признаков лисиц с территории Словакии, европейской части СССР и Швеции показали, что особи двух первых регионов морфологически очень близки между собой и достаточно четко отличаются от номинативной формы (Hell, Paule, Ševčenko et al., 1989). Аналогичные результаты были получены при сравнении (по критерию t) чешской популяции с лисицами указанных регионов. Типичная *V. v. crucigera* по своим краниометрическим параметрам более близка к центрально- и восточноевропейским лисицам, чем к номинативной форме. Между первыми достоверные различия выявлены по единичным признакам (а между лесостепными — наиболее крупными среди наших лисиц — ни по одному из 28 проанализированных). В то же время между типичной *V. v. crucigera* и номинативной формой — по большинству черепных показателей (21 у самок и 6 у самцов).

Результаты проведенного анализа показали, что по черепным признакам лисицы Западной, Центральной и Восточной Европы представляют собой одну, сравнительно однородную форму, достаточно четко отличающуюся от номинативной, ареал которой ограничен Скандинавией.

Экстерьерные признаки. Данные табл. 3, 4 свидетельствуют о значительном диапазоне изменчивости признаков. В Европе самые крупные лисицы обитают в Шотландии, Северной Ирландии и Англии, что связано, вероятно, с островной изоляцией этих популяций. Средний вес сам-

Таблица 4. Масса тела (кг) и экстерьерные показатели лисиц (мм) из различных частей ареала (самки)

Показатель	n	Lim.	M	±m	n	Lim.	M	±m
		Швеция				ЧСФР (Чехия и Моравия)		
Масса тела	—	—	—	—	60	2,4—6,9	5,07	0,21
Длина тела	16	605,0—696,0	661,10	5,10	72	570,0—830,0	677,9	11,80
Длина хвоста	16	395,0—447,0	418,80	4,20	70	304,0—470,0	366,6	4,13
Длина стопы	16	150,0—175,0	164,10	1,70	74	128,0—185,0	151,5	1,85
Длина уха	16	87,0—102,0	94,30	1,10	77	70,0—101,0	87,0	2,17
		Центральная европейская часть СССР				Полесье		
Масса тела	6	3,5—6,1	4,48	0,38	52	3,5—6,2	4,94	0,08
Длина тела	6	640,0—820,0	696,67	40,88	54	630,0—790,0	697,67	4,40
Длина хвоста	5	370,0—440,0	383,60	15,59	52	300,0—440,0	375,17	8,54
Длина стопы	5	132,0—172,0	157,40	23,19	52	130,0—180,0	155,81	1,51
Длина уха	4	68,0—80,0	74,00	2,58	52	70,0—105,0	90,48	8,89
		Лесостепь				Степь		
Масса тела	27	4,2—6,9	5,21	0,11	43	3,6—6,7	4,98	0,13
Длина тела	34	590,0—760,0	687,21	8,29	63	570,0—995,0	701,14	11,38
Длина хвоста	34	295,0—465,0	381,50	6,35	63	324,0—470,0	402,05	3,73
Длина стопы	33	130,0—175,0	153,03	2,53	39	130,0—160,0	149,26	1,21
Длина уха	27	46,0—115,0	88,00	2,62	47	70,0—103,0	89,32	0,89
		Горный Крым				Карпаты		
Масса тела	6	4,1—5,2	4,48	0,18	8	4,0—5,3	4,58	0,15
Длина тела	16	575,0—980,0	713,81	36,30	8	670,0—730,0	698,75	6,93
Длина хвоста	16	156,0—439,0	372,25	15,52	8	315,0—420,0	382,75	12,64
Длина стопы	12	138,0—160,0	148,03	2,27	8	150,0—167,0	158,75	2,36
Длина уха	13	70,0—97,0	86,77	2,14	8	80,0—108,0	95,00	3,55

цов составляет 6,7—7,3 кг, самок 5,4—6,2 кг (Hattingh, 1956; Fairley, 1970; Kolb, Hewson, 1974). Масса тела лисиц Скандинавии значительно меньше, у самцов в среднем 5,9 кг, самок 5,2 кг (Lund, 1959). По указанному показателю номинативная форма не имеет существенных различий между центрально- и восточноевропейскими лисицами, масса тела которых колеблется в среднем от 5,6 до 6,2 кг у самцов и 4,6—5,2 кг у самок. Наиболее близки между собой по массе тела особи из полесской, лесостепной и степной зон. Сведения о величине признака типичной *V. v. crucigera* неоднозначны. По данным F. Lefmann (1971), средняя масса тела самцов составляет 5,8 кг, самок — 4,8 кг. По данным M. и W. Stubbe (1977) — 6,9 и 5,7 кг соответственно. Самые мелкие лисицы обитают в Горном Крыму, масса тела самцов равна в среднем 4,6 кг, что на 20 % меньше по сравнению со средним значением других популяций.

Географическая изменчивость длины тела представляет чрезвычайно пеструю картину. Между длиной и массой тела строгой зависимости нет. Наибольшие показатели (704—767 мм) имеют особи центральных областей РСФСР, Карпат, лесной и лесостепной зон, ГДР, Чехо-Словакии и Литвы. Более короткое туловище (671—694 мм) у лисиц Белоруссии, Швеции и Горного Крыма. Отдифференцировать какие-то формы по данному признаку невозможно.

Изменчивость длины стопы имеет более определенную закономерность и явно указывает на адаптивный характер этого признака (в зависимости от высоты снежного покрова территории обитания). Самая длинная стопа у номинативной формы (172 мм у самцов и 164 мм у самок). Лисицы из Англии, несмотря на самую большую массу тела, имеют сравнительно небольшую длину стопы (152 мм у самцов и 141 у самок). По значению признака близки к ним особи из Чехо-Словакии. Сре-

Таблица 5. **Географическая изменчивость окраски лисиц европейской части ареала (в %)**

Основной фон окраски	Северо-Запад (n=27)	Центральные области (n=36)	Полесье (n=304)	Лесостепь (n=225)	Степь (n=193)	Карпаты (n=269)	Горный Крым (n=19)	Северный Кавказ (n=38)
1. Красно-желтый, ярко-рыжий	64,0	63,7	59,0	68,8	68,4	60,0	69,0	34,7
2. Красно-каштановый	13,7	12,8	14,9	13,1	10,4	17,4	20,5	13,1
3. Светло-красный (алый)	18,6	16,7	11,8	7,5	2,6	6,7	10,5	—
4. Красно-бурый	—	2,8	3,0	1,3	1,6	3,0	—	11,2
5. Красно-серый	—	—	3,4	1,7	2,0	4,4	—	16,0
6. Буро-каштановый	—	—	1,7	0,9	3,0	1,5	—	12,4
7. Буро-серебристый	—	—	0,3	0,9	0,5	1,8	—	6,3
8. Желтый	3,7	—	2,6	2,7	5,2	1,5	—	—
9. Желто-бурый	—	—	1,7	1,8	4,1	1,5	—	1,6
10. Светло-желтый (палевый)	—	—	1,0	0,9	2,1	1,1	—	—
11. Серый	—	—	0,3	0,4	1,0	0,4	—	1,6
12. Черно-бурый (шея и бока ярко красные)	—	—	0,3	—	—	0,7	—	—

ди лисиц европейской части СССР наиболее длинная ступня у самцов карпатской популяции, у остальных этот показатель колеблется от 160 до 162 мм у самцов и 149,3—155,8 мм у самок. Самая же короткая стопа у самцов горнокрымских лисиц.

По относительным размерам стопы выделяется номинативная форма своими наибольшими показателями (индекс у самцов 0,249, у самок 0,248) и горнокрымская — наименьшими (0,224 и 0,208 соответственно).

Наибольшую длину хвоста, как по абсолютным, так и относительным показателям, имеют лисицы номинативной формы. Между остальными формами достоверных различий по данному признаку нет.

По длине ушей из общего числа анализируемых популяций можно указать только на «короткоухость» лисиц центральных областей страны. Но из-за малой величины выборки эта особенность может иметь случайный характер.

Обобщая приведенные данные, можно сказать, что по комплексу экстерьерных признаков провести четкую внутривидовую дифференциацию невозможно. С определенностью можно указать лишь на отличительные особенности некоторых популяций по отдельным признакам. Так, лисицы номинативной формы имеют наибольшую длину хвоста и стопы, а горнокрымские — самые мелкие, наиболее короткую стопу, как по абсолютным, так и относительным значениям.

Окраска. Из всего многообразия цветовых вариаций в окраске лисиц можно выделить примерно 12 (табл. 5), между которыми имеются еще более плавные переходы. Доминирующей окраской лисиц европейской части ареала (кроме Северного Кавказа) является красно-желтая, т. е. обычная рыжая, характерная для вида в целом. В рыжий цвет окрашено около 70 % всех лисиц, у остальных в окраске преобладают желтые, каштановые, бурые, серые тона. Межпопуляционные различия уклоняющихся типов окраски незначительны. В смешанной серии шкур лисиц из лесной, лесостепной, степной зоны. Карпат и Горного Крыма установить по окраске принадлежность той или иной выборки к соответствующей территории невозможно. Географическая изменчивость данного признака во много раз перекрывается индивидуальной. Особенности окраски таких ранее описанных подвидов как *V. v. diluta* и *V. v. ste-*

pensis, отмеченные в качестве диагностических признаков, при анализе серийного материала не подтвердились.

Окраска скандинавских лисиц более яркая, по насыщенности красного цвета они соответствуют типичным «огневкам». Довольно часто (в 5 случаях из 12) на спине, огузке и нижней части туловища имеются черно окрашенные участки меха. Подпушь имеет не пепельно-серую окраску, как обычно у наших лисиц, а коричневую. В такой же тон окрашена и тыльная сторона ушей.

В целом, характеризуя географическую изменчивость окраски лисиц в пределах европейской части ареала, следует отметить, что она выражена слабо, значительно перекрывается индивидуальными особенностями и не может служить сколько-нибудь надежным диагностическим признаком при дифференциации форм подвидового ранга.

По своим морфологическим характеристикам среднерусская (*V. v. vulpes*), светлая (*V. v. diluta*) и степная (*V. v. stepensis*) лисица являются синонимами подвида *V. v. crucigera*.

Выделение горнокрымской и северокавказской форм в соответствующие подвиды является оправданным. Первая — самая мелкочерепная, с узкой мордой, наименьшей массой тела, сравнительно короткой ступней; вторая — тоже мелкочерепная, от всех остальных форм отличается особенностями окраски (красно-бурыми и серыми тонами).

Результаты сравнительного морфологического анализа позволяют признать обитание на территории европейской части СССР не пяти, а трех подвидов: 1. *V. v. crucigera* Bechst., 1789 (вся территория, кроме Горного Крыма и Северного Кавказа); 2. *V. v. krymensis* Brauner, 1914 (Горный Крым); 3. *V. v. caucasica* Dinnik, 1914 (Северный Кавказ).

Браверман Э. М., Мучник И. Б. Структурные методы обработки эмпирических данных.— М. : Наука, 1983.— 464 с.

Гептнер В. Г., Наумов Н. П., Юргенсон П. Б. и др. Млекопитающие Советского Союза.— М. : Высш. шк., 1967.— 1004 с.

Зубко Я. П. Фауна ссавців Нижнього Дніпра // Наук. зап. Харк. Держ. пед. ін-ту.— Харків, 1940.— С. 18—20.

Лоули Д., Максвелл А. Факторный анализ как статистический метод.— М. : Мир, 1967.— 237 с.

Огнев С. И. Звери Восточной Европы и Северной Азии.— М.; Л. : ГИЗ, 1931.— 776 с.

Рао С. Р. Линейные статистические методы и их применение.— М. : Статистика, 1968.— 548 с.

Родионов Д. А. Статистические решения в геологии.— М. : Недра. 1981.— 231 с.

Харман Г. Современный факторный анализ.— М. : Статистика, 1972.— 302 с.

Факунага К. Введение в статистическую теорию распознавания образов.— М. : Наука, 1979.— 368 с.

Шевченко Л. С. Краниометрические показатели обыкновенной лисицы европейской части СССР // Вестн. зоологии.— 1987.— № 3.— С. 63—71.

Ellerman I. R., Morrison-Scott T. C. Checklist of Palaearctic and Indian Mammals 1758 to 1946. 2. Aufl. London, 1966.

Fairly J. S. The food, reproduction, form, growth and development of the fox in Northeast Ireland // Proc. Royal Irish Acad.— 1970.— **69**, N 5.— P. 103—137.

Hatting J. Measurements of fox from Scotland and England // Proc. Zool. Soc. London.— 1956.— **127**.— P. 191—199.

Hell P., Paulle L., Ševčenko L. a. o. Craniometrical Investigation of the red fox (Vulpes vulpes) from the Slovak Carpathians and adjacent lowlands // Folia Zool.— 1989.— **38**, N 2.— P. 139—155.

Kolb H. H., Hewson R. The Body size the red fox in Scotland // J. Zool. London.— 1974.— **173**.— P. 253—255.

Lefmann F. J. Wildyiertollwut. Biologische und pathologische Untersuchungen zur Epidemiologie beim Raubwild // Inaug.-Diss.— München, 1971.

Lund H. M. The red fox in Norway // Papers Norwegian State Game Res.— 1959. Ser. 5.— P. 1—57.

Miller G. S. Catalogue of the Mammals of Western Europe.— London, 1912.— P. 1019.

Stubbe M., Stubbe W. Zur Populationsbiologie des Rotfuchses V. vulpes (L.) — III // Hercynia.— 1977.— **14**, N 2.— P. 160—177.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР (Киев)

Получено 14.04.89